

稀有濒危植物贵州红山茶种群结构及数量动态变化的研究

唐凤¹, 邹天才², 杨乃坤³, 胡光平⁴, 刘海燕^{5*}

(1. 贵州大学 林学院, 贵阳 550025; 2. 贵州科学院, 贵阳 550001; 3. 贵阳中雄林业生态工程勘察设计有限公司, 贵阳 550004; 4. 贵阳市天然林和公益林保护修复中心, 贵阳 550003; 5. 贵州省植物园, 贵阳 550004;)

摘要: 贵州红山茶 (*Camellia kweichowensis*) 是红山茶组中稀有 5 室蒴果代表种之一, 具有重要物种生物学意义和经济利用价值, 为探索贵州红山茶物种稀有濒危原因, 解决资源保护利用科学问题, 采用样方法与实测法调查, 通过种群年龄结构和生存力分析, 开展种群结构动态量化特征和未来发展趋势的研究。结果表明: (1) 贵州红山茶原生植被亚热带湿润性常绿阔叶林特征典型, 常绿落叶阔叶混交林占主体林分, 华山松 (*Pinus armandii*) + 榉木 (*Betula luminifera*) + 枫香 (*Liquidambar formosana*) + 蓝果树 (*Nyssa sinensis*) + 山茶 (*Camellia* sp.) + 铃木 (*Eurya* sp.) + 木荷 (*Schima* sp.) 等针叶阔叶混交林常见。(2) 贵州红山茶植物种群结构为增长型, 以小树和中树龄级阶段植株为主体, 占种群数量的 73.02%; 种群存活曲线 Deevey-II 型特征明显, 种群生命期望值在幼苗期达到最大值, 死亡率和消失率曲线的变化趋势基本一致; 种群数量动态分析表明种群幼苗库丰富, 但响应生境外的干扰敏感, 幼苗存活至Ⅶ龄级植株概率陡降至 36.17%, 整体上表现呈“Ⅳ龄级前增长—Ⅳ龄级后衰退”的特点。(3) 时间序列预测分析表明, 贵州红山茶在未来 2、4、6、8、10 个径级的生长期之后, 种群动态趋向于中树 (Ⅴ~Ⅶ龄级)、大树 (Ⅷ~Ⅹ龄级) 和老树 (Ⅺ~ⅩⅢ龄级) 的态势。综上结果表明, 贵州红山茶由于生境资源及空间有限性导致种群内部或者不同物种间的竞争加剧, 使种群幼苗存活率降低和低龄级植株数量减少, 以及人类掠夺性采伐造成的成年植株死亡率增高, 致使其种群数量增加及种群扩散受阻, 分布区狭窄, 物种趋于濒危。

关键词: 贵州红山茶, 种群结构特征, 种群数量变化, 时间序列预测, 物种濒危机制

中图分类号: Q9458.15

文献标识码: A

文章编号:

Population structure and dynamics analysis of rare and endangered plant *Camellia kweichowensis*

TANG Feng¹, ZOU Tiancai², YANG Naikun³, HU Guangping⁴, LIU Haiyan^{5*}

(1. College of Forestry, Guizhou University, Guiyang 550025, China; 2. Guizhou Academy of Sciences, Guiyang 550001, China; 3. Guiyang Zhongxiong Forestry Ecological Engineering Investigation & Design Co., Ltd., Guiyang 550004, China; 4. Institute for Natural Forest and Public Welfare Forest Protection and Restoration of Guiyang, Guiyang 550003, China; 5. Guizhou Botanical Garden, Guiyang 550004, China)

Abstract: *Camellia kweichowensis* is a rare 5-locular capsule-bearing representative species of the section *Camellia* with biological importance and economic value. This study explored the reasons for its endangered status and effective ways to conserve and utilize resources. In this study, by combining the sample investigation and actual measurement methods, the analysis of population age structure and

基金项目: 国家自然科学基金(32160095), 贵州省科技计划黔科合成果([2019]4237号)[Supported by National Natural Science Foundation of China (32160095); Achievement Transformation Project from Department of Science and Technology of Guizhou Province([2019]4237)].

第一作者: 唐凤(1997-), 硕士研究生, 研究方向为植物生态学, (E-mail) 1416744341@qq.com。

***通信作者:** 刘海燕, 研究员, 博士, 研究方向为植物学, (E-mail) 120587539@qq.com。

survivability, we studied the quantitative characteristics of population structure dynamics and future development trend. The results were as follows: (1) The primary vegetation of *C. kweichowensis* had typical characteristics of subtropical humid evergreen broad-leaved forests. While the mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest accounted for the main stand, the coniferous broad-leaved mixed forest of *Pinus armandii* + *Betula luminifera* + *Liquidambar formosana* + *Nyssa sinensis* + *Camellia* sp. + *Eurya* sp. + *Schima* sp. was common. (2) The growth population of *C. kweichowensis* dominated the growth structure. The points were mainly concentrated in the small and medium tree stages, and the sum of the proportion constituted 73.02% of the overall population. Deevey- II type characteristic of the population survival curve was obvious, the life expectancy of *C. kweichowensis* was the maximum at the seedling stage. The change trend of mortality and the vanishing curves of the same plot were approximately the same. The quantitative dynamic analysis indicated that the three plots had abundant seedling pools, but were sensitive to the disturbance outside the habitat. The probability of surviving to VII age-class dropped significantly to 36.17%. On the whole, the population structure showed the characteristics of “growth in the early stage and decline in the late stage of IV age-class”. (3) The time-series forecast analysis indicated that after the growth period of 2-, 4-, 6-, 8-, and 10-diameter scales, the *C. kweichowensis* population dynamics tilted toward the succession of middle trees (V-VII age-class), big trees (VIII-X age-class), and aged trees (XI-XIII age-class). In conclusion, due to the limited habitat resources and space, intraspecific and interspecific competition intensifies, which reduces the survival rate of population seedlings and the number of young, and increased the mortality of adult plants caused by human predatory logging. As a result, the population renewal and diffusion are hindered, the distribution area is narrow, and the species tend to be endangered.

Kew words: *Camellia kweichowensis*, population structure characteristics, population quantity change, time series prediction, species endangered mechanism

种群是物种进化的基本单位（姜在民等，2018），种群结构特征及其动态变化规律是种群生态学研究的核心内容和基础科学问题（王飞等，2022），种群生命表、生存分析、数量动态量化和时间序列预测等是研究植物种群数量特征的重要手段和工具（朱强等，2019；张亚芳等，2015；张文辉等，2004）。种群年龄结构能够反映种群数量配置变化规律，表现出种群植株在各个阶段的生长状况，可有效评估种群对生存环境的适应性（韩路等，2014；王泳腾等，2021）。数量动态量化和时间序列分析能够揭示种群动态变化特征及其潜在驱动机制（拓锋等，2021），是研究种群更新和扩散机制的基础，可为针对性地提出有效保护措施提供参考（罗西等，2021；赵家豪等，2022）。植物种群年龄结构及其数量动态的研究，已成为稀有濒危植物保护利用的科学基础。

贵州红山茶（*Camellia kweichowensis*）是山茶属植物红山茶组中少有子房五室的代表物种（张宏达，1981），常绿灌木或小乔木，树形优美，花冠直径 4~12 cm、花色靓丽，颇具观赏特性和经济价值，分布于贵州省贵阳市百花湖乡九龙山森林植被区以及清镇市站街镇宝塔山天然林区的狭窄区域，贵州特有种（张宏达和任善湘，1998；邹天才，2001）。目前，关于贵州红山茶植物资源调查评价（安明态，2005；张华海和班平原，2007）、土壤铝离子吸收、种子内含物检测（刘海燕等，2018）、种苗繁殖栽培（胡光平等，2013）等方面已有报道，但在贵州红山茶种群结构特征、数量动态变化规律、种群增长机制、有效保护利用途径的科学问题认知还严重缺失。本研究以贵州红山茶自然分布区为研究区域，依托其生境特征和植物区系成分组成、以及贵州红山茶植物分布特点与种群结构的现实状况，采用样方法和实测法相结合的研究方法，通过贵州红山茶天然种群存活状况的实地调查及其种群结构组成与数量动态变化的研究，分析探讨了贵州红山茶种群的结构特征、数

量动态变化规律、响应外界干扰适应性机制、物种濒危原因等科学问题，以为贵州红山茶植物种质资源的有效保护与合理利用提供科学依据。

1 研究区概况

研究区位于贵州省贵阳市百花湖乡九龙山森林公园至站街镇宝塔山一带的森林植被区（106°23'48"-106°30'13" E，26°36'12"-26°41'51" N），选择贵州红山茶分布集中的林区设置样地，其中在百花湖乡九龙山森林植被区选择了两个样地（A 和 B 样地），在站街镇宝塔山天然林保护区选择一个样地（C 样地）（图 1）。研究区属于亚热带季风湿润气候，年均降水 1 317 mm，主要集中在 5~8 月；年平均温度 13.9℃，最热月均温 22.6℃，最冷月均温 3.7℃，无霜期长达 278 d；年均相对湿度 82%左右，年平均日照时数 1 087.9 h，地势起伏复杂多样，山区多雾，年均日照时数 1 087.9h，在春秋季节偶有低温冷害发生。分布区土壤主要有黄壤、黄棕壤和石灰土，黄壤为主要土壤类型，土层厚度多为 40~60 cm，土壤 pH 值 4.5~6.0。植被以常绿落叶阔叶混交林、落叶阔叶林、针叶阔叶混交林、灌丛植被为主体，次生性较强。

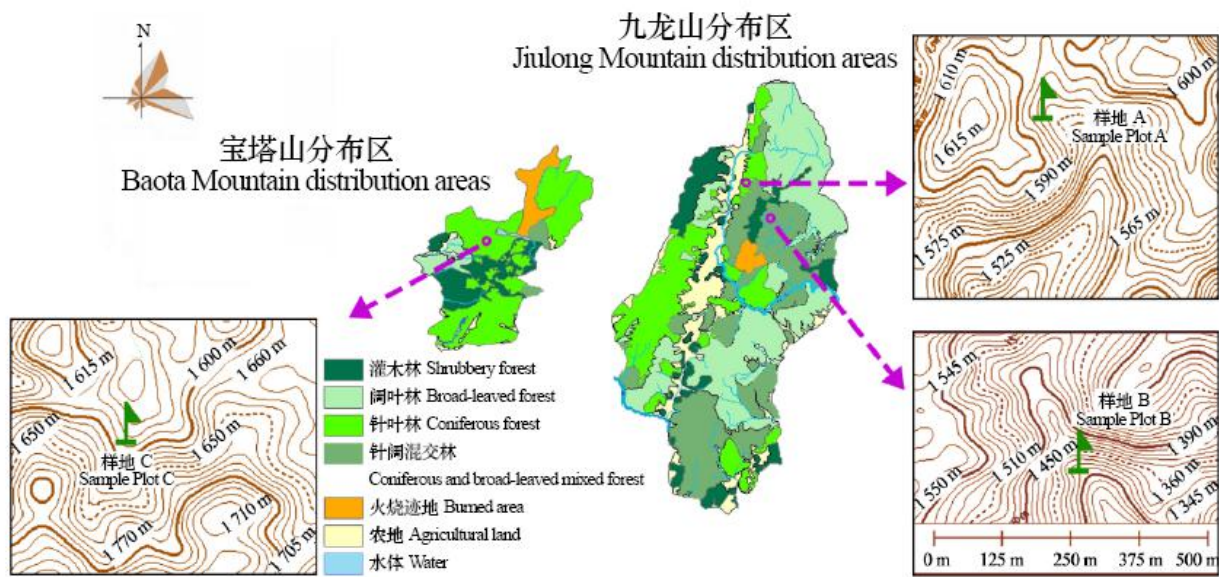


图 1 贵州红山茶自然分布区及研究样地
Fig.1 Natural distribution and investigation sites of *Camellia kweichowensis*

2 研究方法

2.1 调查方法和地点

选择贵州红山茶分布较为集中的林区，采用样方法和实测法相结合开展调查（李苑菱，2017），随机选取 3 个标准样地（图 1，样地 A、样地 B、样地 C）。每个样地 30 m×30 m，划分成 9 个 10 m×10 m 样方，总共 2 700 m²。以 10 m×10 m 的样方为基础逐一调查贵州红山茶植株的基径和地理位置坐标。采用五点取样法在每个样地中取五个 5 m×5 m 的灌木样方，在灌木样方的中心位置取 1 m×1 m 的草本样方。采用“目测估计法”记录样地内物种乔木、灌木及草本植物种类及数量（杨持，2008）。其中，A 样地位于高规（106°28'51" E，26°40'12" N，海拔 1 588 m）、B 样地在烂泥沟（106°28'52" E，26°39'57" N，海拔 1454 m），皆位于百花湖乡九龙山自然植被区内，C 样地位于宝塔山北坡天然林保护区内（106°24'51" E，26°39'22" N，海拔 1 636 m）。

2.2 种群龄级的划分

贵州红山茶分布区的植株数量稀少，基于同一物种的径级和龄级对相同生存环境的响应机制是一致的原理（Frost & Rydin，2000），为避免砍伐植物，本文采用“空间序列代替时间变化”的方法（蔡飞和宋永昌，1997），根据检测数据特点及贵州红山茶植株生长特性，以基径 1 cm 为一个单位径级对其进行划分，统计各径级植株数量，即以 0<DBH<1 cm 为第 I 径级，1 cm≤基径<2 cm

为第Ⅱ径级，以此类推，将贵州红山茶共划分为 13 个径级，在径级划分的基础上划分相应的龄级，其中将基径<1 cm 即第Ⅰ龄级的划分为幼苗，第Ⅱ~Ⅳ龄级为小树，第Ⅴ~Ⅶ龄级为中树，第Ⅷ~Ⅹ龄级为大树，第Ⅺ~ⅩⅢ龄级为老树。植物的存活状况是其环境影响的客观反映，考虑到三个样地的不连续整体性实际，采用以各个样地中贵州红山茶种群各龄级存活数量为基础，进行方差分析，以此评估判断其差异是否显著。

2.3 种群生命表及存活曲线

静态生命表即特定时间生命表，是对某一特定的时间点的种群状况的表达。由于贵州红山茶是天然种群，随机抽样调查的随机性会出现死亡率为负的现象，对贵州红山茶各径级植株数量进行平滑处理和编制种群静态生命表（李先琨等，2002；吴承祯等，2000；江洪，1992）。参照 Hett & Loucks（1976）提出的指数函数模型和幂函数模型对存活曲线进行拟合。

2.4 种群数量动态分析

参考陈晓德所提出的量化方法，采用种群内龄级间动态变化(V_n)和整个种群年龄动态变化(V_{pi})来分析贵州红山茶的种群数量结构。考虑未来干扰因素的影响进一步引入修正函数(V'_{pi})和最大风险概率($P_{极大}$)（陈晓德，1998）。

$$V_n = \frac{S_n - S_{n+1}}{\max(S_n, S_{n+1})} \times 100\%$$

$$V_{pi} = \frac{\sum_{n=1}^{k-1} (S_n \times V_n)}{\sum_{n=1}^{k-1} S_n}$$

$$V'_{pi} = \frac{\sum_{n=1}^{k-1} (S_n \times V_n)}{k \times \min(S_1, S_2, \dots, S_n) \times \sum_{n=1}^{k-1} S_n}$$

$$P_{极大} = \frac{1}{k \times \min(S_1, S_2, \dots, S_n)}$$

公式中 S_n 与 S_{n+1} 分别为第 n 与第 $n+1$ 龄级的个体数， k 为种群龄级数量， V_n ， V_{pi} 和 V'_{pi} 取正、负、零值时分别反映出种群的增长、衰退、稳定的结构动态关系。

2.5 种群生存力分析

通过引入种群生存率 $S_{(x)}$ 、累计死亡率 $F_{(x)}$ 、死亡密度 $f_{(x)}$ 及危险率 $\lambda_{(x)}$ 计算函数值绘制生存曲线，进一步分析贵州红山茶的种群结构（冯士雍，1982），计算公式参照刘海燕等（2016）。

2.6 时间序列预测

采用一次移动平均法，对贵州红山茶种群数量动态进行预测，计算公式为：

$$M_t = \frac{1}{n} \sum_{k=t-n+1}^t X_k$$

式中： t 为龄级； n 为预测时间； X_k 为 k 径级的现存量； M_t 表示 t 龄级植株在经历 n 个径级时间后的数量（张文辉等，2004；王泳腾等，2021）。

2.7 数据统计分析

实验数据、图表采用 R 语言 4.0.5 和 Excel 软件分析处理（Robert I. Kabacoff, 2016）。

3 结果与分析

3.1 样地采样差异性分析

在采样选择的 A、B、C 三个样地中均表现出了较高的次生性植被，常绿落叶阔叶混交林占主体林分，主要伴生植物有蕨类(*Pteridophyta* sp.)、华山松(*Pinus armandii*)、马尾松(*Pinus massoniana*)、日本柳杉(*Cryptomeria japonica*)、枫香树(*Liquidambar formosana*)、山矾(*Symplocos sumuntia*)、光皮桦(*Betula luminifera*)、贵州连蕊茶(*Camellia costei*)、青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)、蓝果树(*Nyssa sinensis*)、野茉莉(*Styrax japonicus*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、箭竹(*Fargesia spathacea*)、悬钩子蔷薇(*Rosa rubus*)和野山楂(*Crataegus cuneata*)等。经过对 A、B、C 三个样地种群各龄级存活数量的方差分析（表 1），样地间种群结构差异不显著（ $F=0.577$ ， $P=0.567>0.05$ ），可视为三个重复，拟采用加和方式进行数据处理和分析研究。

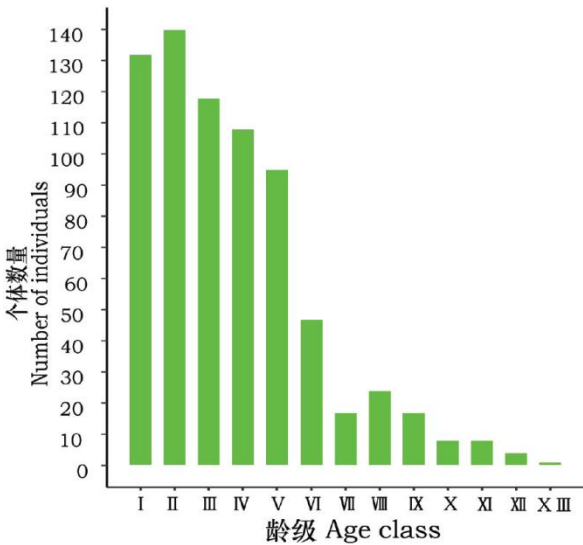
表 1 贵州红山茶三个样地之间的差异性分析
Table 1 Analysis of differences among three sample plots of *Camellia kweichowensis*

变差来源 Variation source	离差平方和 (SS) Sum of squares	自由度 (df) Degree of freedom	均方 (MS) Mean Square	F 值 F value	P 值 P value	F 临界值 F critical value
组间 Between groups	1 307.350	2	218.949	0.577	0.567	3.259
组内 Within group	11 283.336	36	379.658			
总合 Total	12 590.686	38				

注：显著水平 $\alpha=0.05$ ，* $P<0.05$ 。
Note: Significance level $\alpha=0.05$, * $P<0.05$.

3.2 种群龄级的确定及结构特征

样地调查贵州红山茶共计 718 株，种群平均密度为 0.265 9 株/m²。如图 2 所示，I 级幼苗植株占种群数量的 18.36%，小树（II～IV 龄级）个体数量最多，占种群数量的 50.90%，中树（V～VII 龄级）占种群数量的 22.11%，大树（VIII～X 龄级）和老树（XI～XIII 龄级）的占比分别为 6.82%、1.81%。贵州红山茶种群部分龄级存在当前龄级个体数量少于后一龄级的情况，种群数量存在波动，第 I、VII 龄级的存活数量小于后一龄级。在第 V～VI 龄级、第 VI～VII 龄级过渡时期的种群数量急剧下降，死亡率分别为 50.53%、63.83%。贵州红山茶种群个体主要集中在第 I～VII 龄级，比例之和高达 91.37%，第 VIII～XIII 龄级植株数仅占种群数量的 8.63%。种群结构整体表现为增长型结构，随径级增加而减少。但由于种群数量配置不合理，年龄锥体基部过宽顶部过于狭窄，因此种群在遭遇较大的环境变动时，极易造成大规模的数量变动。



I. 基径 (DBH) <1 cm; II. 1 cm≤DBH<2 cm; III. 2 cm≤DBH<3 cm; IV. 3 cm≤DBH<4 cm; V. 4 cm≤DBH<5 cm; VI. 5 cm≤DBH<6 cm; VII. 6 cm≤DBH<7 cm; VIII. 7 cm≤DBH<8 cm; IX. 8 cm≤DBH<9 cm; X. 9 cm≤DBH<10 cm; XI. 10 cm≤DBH<11 cm; XII. 11 cm≤DBH<12 cm; XIII. 12 cm≤DBH。下同。
Note. I. DBH<1 cm; II. 1 cm≤DBH<2 cm; III. 2 cm≤DBH<3 cm; IV. 3 cm≤DBH<4 cm; V. 4 cm≤DBH<5 cm; VI. 5 cm≤DBH<6 cm; VII. 6 cm≤DBH<7 cm; VIII. 7 cm≤DBH<8 cm; IX. 8 cm≤DBH<9 cm; X. 9 cm≤DBH<10 cm; XI. 10 cm≤DBH<11 cm; XII. 11 cm≤DBH<12 cm; XIII. 12 cm≤DBH. The same below.

图 2 贵州红山茶种群年龄结构
Fig.2 Age structure of *Camellia kweichowensis* populations

3.3 种群生命表及存活曲线

随着植株年龄增加，种群标准化存活个体数 (l_x) 逐渐减少，期望寿命 (e_x) 也逐渐降低 (表 2)。种群在幼苗阶段生命期望达到最大值，之后随着植株生长渐渐降低，说明在幼苗阶段贵州红山茶对环境适应能力强。三个样地种群存活曲线接近“对角线”型，各龄级死亡率基本一致 (图 3)。经模型拟合检验 (表 3)，两种拟合模型都达到显著水平，但其中指数函数模型决定系数 R^2 和 F 值都大于幂函数模型的 R^2 和 F 值，且 P 值更小，由此判断贵州红山茶存活曲线为 Deevey-II 型。

表 2 贵州红山茶种群静态生命表
Table2 Static life table of *Camellia kweichowensis* population

x	a_x	A_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	S_x	k_x
I	132	141	1 000.00	78.01	0.08	960.99	4 723.40	4.72	0.92	0.08
II	140	130	921.99	85.11	0.09	879.43	3 723.40	4.04	0.91	0.10
III	118	118	836.88	70.92	0.08	801.42	2 801.42	3.35	0.92	0.09
IV	108	108	765.96	354.61	0.46	588.65	1 964.54	2.56	0.54	0.62
V	95	58	411.35	127.66	0.31	347.52	1 198.58	2.91	0.69	0.37
VI	47	40	283.69	120.57	0.43	223.40	787.23	2.78	0.58	0.55
VII	17	23	163.12	56.74	0.35	134.75	503.55	3.09	0.65	0.43
VIII	24	15	106.38	21.28	0.20	95.74	340.43	3.20	0.80	0.22
IX	17	12	85.11	28.37	0.33	70.92	234.04	2.75	0.67	0.41
X	8	8	56.74	0.00	0.00	56.74	148.94	2.63	1.00	0.00

X I	8	8	56.74	28.37	0.50	42.55	92.20	1.63	0.50	0.69
X II	4	4	28.37	21.28	0.75	17.73	35.46	1.25	0.25	1.39
X III	1	1	7.09	7.09	1.00	3.55	7.09	1.00	1.00	1.96

注： a_x ：存活数； A_x ：匀滑后存活数； l_x ：标准化存活量； d_x ：死亡数； q_x ：死亡率； L_x ：区间数量； T_x ：区间总数量； e_x ：期望寿命； S_x ：存活率； k_x ：消失率。

Note: a_x : Survival number; A_x : Survival number of smooth; l_x : Standardized number of survival; d_x : Death number; q_x : Mortality rate; L_x : Span number; T_x : Total number of span; e_x : Life expectancy; S_x : Survival rate; k_x : Vanish rate.

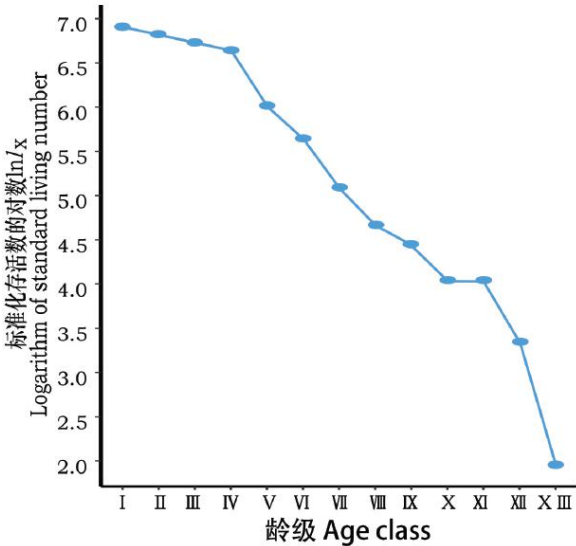


图 3 贵州红山茶种群存活曲线

Fig. 3 Survival curve of *Camellia kweichowensis* population

表 3 贵州红山茶种群存活曲线模型检验

Table 3 Test models of survival curves of *Camellia kweichowensis* population

曲线方程 Curve function	决定系数 (R^2) Coefficient of determination(R^2)	F 值 F value	P 值 P value
指数函数 Exponential Function: $y=8.172e^{-0.067x}$	0.860	67.444	<0.0001
幂函数 Power function Function: $y=8.055x^{-0.254}$	0.610	17.185	$0.002<0.01$

由图 4 可以看出种群的 q_x 和 k_x 变化趋势大致相同。种群 q_x 和 k_x 在第Ⅶ和第Ⅸ龄级处出现明显的峰值和凹谷。前期第Ⅰ～Ⅶ龄级 q_x 和 k_x 随龄级增加而缓慢上升。说明在Ⅰ～Ⅶ龄级间各龄级的死亡率变化小，种群处于稳定增长状态；在第Ⅶ龄级阶段曲线出现峰值， q_x 和 k_x 增大（ $q_x=0.35$ ， $k_x=0.43$ ），表明经过筛选种群生存压力得到一定的缓解；在第Ⅸ龄级处 q_x 和 k_x 形成“凹谷”之后继续上涨，且此后 q_x 和 k_x 的差值逐渐拉大，植株死亡率增加；在分析模型的第ⅩⅢ龄级时，种群死亡率达到最大值。前期Ⅰ～Ⅶ龄级种群基数大， q_x 和 k_x 数值缓慢增长。在第Ⅶ龄级之后，种群 q_x 和 k_x 出现剧烈波动下降至Ⅸ后又回升，在第Ⅺ龄级后迅速陡增，说明植株在第Ⅵ龄级后受外界因素影响严重。

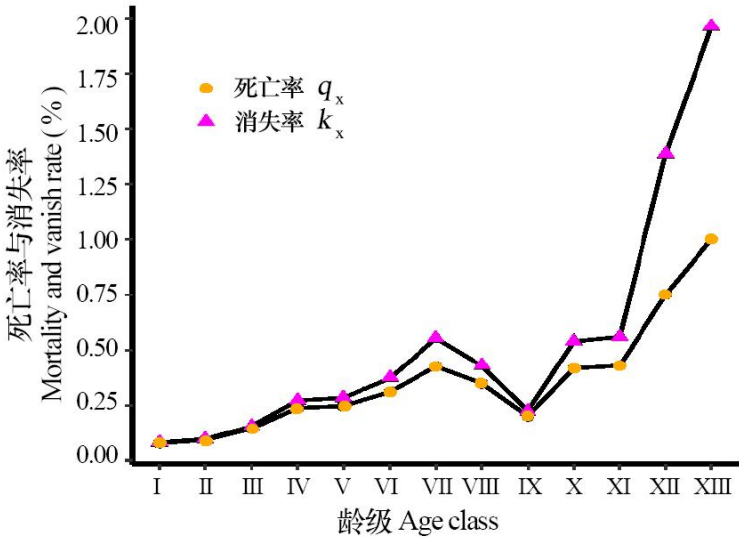


图 4 贵州红山茶种群死亡率 (q_x) 和消失率 (k_x) 曲线
Fig.4 Mortality(q_x) and vanish(k_x) curves of *Camellia kweichowensis* population

3.4 种群数量动态分析

贵州红山茶种群的数量动态分析表明（表 4），虽在部分龄级阶段存在一定的衰退现象，但种群结构整体表现为增长型结构。由表 4 可知 V_I 、 V_{VII} 为负值，其他均为正值，表明贵州红山茶种群在第 I ~ II、VII ~ VIII 龄级生长过程中种群结构动态表现为衰退型，其他龄级均呈现增长型结构。另外，表明第 X ~ XI 龄级处于稳定的结构动态关系。种群年龄结构动态指数 V_{pi} 为正值，在考虑外界环境因素干扰下的动态指数值 V'_{pi} 大于 0，但与 V_{pi} 具有较大的差距，说明贵州红山茶种群抗干扰能力较低，稳定性结构只出现在无外界干扰的生态环境中，一旦有涉及到植株生长发育的干扰因子介入，便会打破这种结构状态。

表 4 贵州红山茶种群动态指数（单位：%）

Table 4 Dynamic index of *Camellia kweichowensis* population (Unit: %)

龄级/样地 Age class/Plots	V_n	龄级/样地 Age class/Plots	V_n
I	-5.71	IX	52.94
II	15.71	X	0
III	8.47	XI	50
IV	12.04	XII	75
V	50.53	XIII	100
VI	63.83	V_{pi}	18.71
VII	-29.17	V'_{pi}	1.44
VIII	29.17	P_{max}	0.08

3.5 种群生存力分析

贵州红山茶种群生存曲线如图 5 所示，种群生存率 $S_{(x)}$ 呈均匀下降态势，与累计死亡率 $F_{(x)}$ 变化趋势相反，在第 I ~ III 龄级中 $S_{(x)}$ 高于 $F_{(x)}$ ，说明种群在此阶段处于增长状态。在第 IV 龄级时，种群 $S_{(x)}$ 和 $F_{(x)}$ 处于交汇稳定状态。在第 IV 龄级之后， $F_{(x)}$ 高于 $S_{(x)}$ 且差值逐渐拉大，说明在第 IV 龄级种群生存力开始进入衰退状态。种群死亡密度 $f_{(x)}$ 在第 I 龄级达到最大值 ($f_{(x)}=0.92$)，由第 I 龄级向第 II 龄级过渡时急剧下降，而后曲线趋于平缓。危险率函数 $\lambda_{(x)}$ 呈现单调递增的趋势，贵州红山茶的

死亡概率随着龄级的增加而不断增大。通过生存力函数曲线 $S(x)$ 、 $F(x)$ 、 $f(x)$ 、 $\lambda(x)$ 的分析表明，贵州红山茶种群动态表现为“IV龄级前增长—IV龄级后衰退”的动态特征。

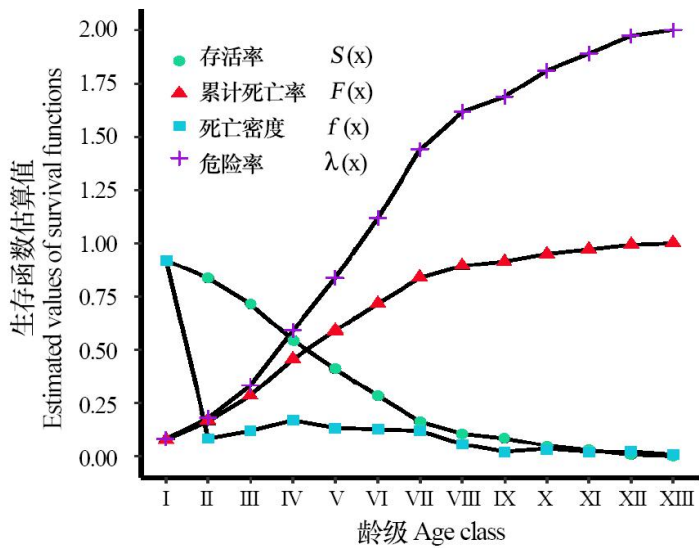
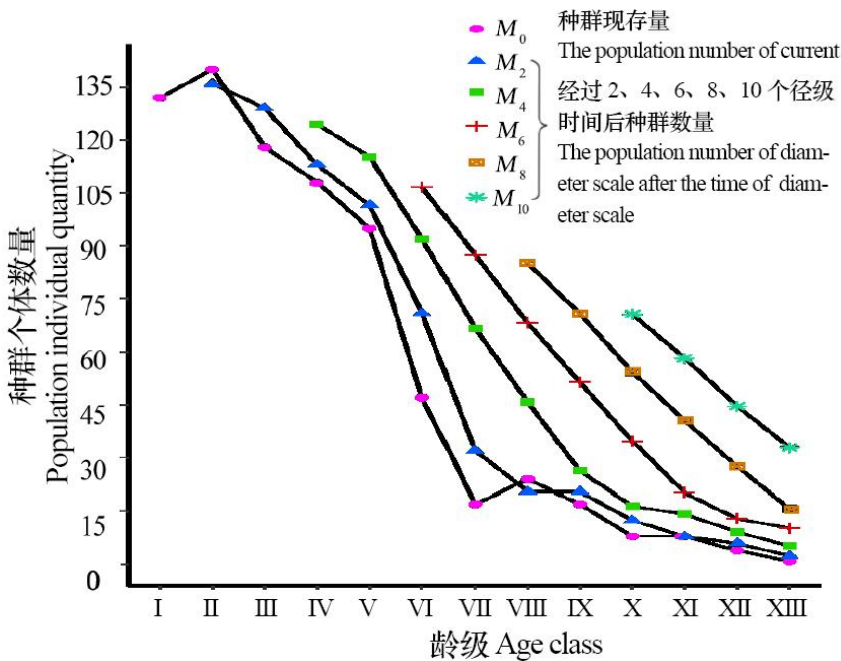


图 5 贵州红山茶种群生存曲线

Fig.5 Survival function curve of *Camellia kweichowensis* population

3.6 时间序列预测

由图 6 可知，在经历 2 个龄级时间后种群的不同龄级个体数量变动存在差异，其中第 II 龄级和第 VIII 龄级植株数量有所减少，第 XI 龄级数量无明显变化，其余第 III、IV、V、VI、VII、IX、X、XII、XIII 龄级的个体数量增多。在经历 4、6、8、10 的径级时间后，各龄级植株的数量和增幅都有一定的增加，说明在未来一段时间内生存环境保持良好的状况下，贵州红山茶种群呈增长趋势。



M_0 . 种群现存量; M_t . 经过 t 径级时间后种群数量。

M_0 . Population number of current; M_t . Population number of diameter scale after the time of t diameter scale.

图 6 贵州红山茶种群数量的时间序列预测

Fig. 6 Time series prediction of *Camellia kweichowensis* population

4 结论与讨论

4.1 贵州红山茶种群结构整体表现为增长型，对环境因素影响敏感，种群数量随径级增加而减少。

种群特征既是植物种群个体生长状况的体现，也是植物对其生存环境的适应性反映，更是植物资源有效保护利用的科学基础。山茶属植物是亚热带常绿阔叶林和常绿落叶阔叶林的重要组成部分，常参与建群或为伴生下木，在常绿落叶阔叶混交林和次生林中优势显著（吴征镒等，2010；应俊生和陈梦玲，2011）。调查发现，贵州红山茶在阳坡和疏林地的生长频率较高，在森林群落中主要位于乔二层和灌木层，光在一定程度上影响着贵州红山茶种群结构增长。种群数量动态的研究表明，除了在第Ⅰ～Ⅱ、Ⅶ～Ⅷ龄级生长过程中种群动态的表现衰退外，其他龄级动态均呈现为增长，种群结构在整体上呈现出增长型特征。种群年龄结构金字塔型，种群数量主要集中在小树龄级和中树龄级阶段，在种群中的大树龄级和老树龄级植株数量稀少，反映出在种群中大龄植株出现生存困难的现象，种群生长对环境反应敏感，受外部因素干扰的影响较大，种群数量随龄级的增加而逐渐减少。自然生境中贵州红山茶以种子繁殖为主，但由于种群中大树、老树的植株数量稀少，能够完成结实种子发育的植株有限，造成种子库不足，种群幼苗数量占比偏低，幼苗库数量难以保障其种群向中龄级植株和大龄级植株生长的需求，致使其植物种群的增长受到限制，物种趋于稀有濒危，加强其种质资源的保护利用是当务之急。

4.2 贵州红山茶种群存活曲线 Deevey-II 型，Ⅳ龄级前增长Ⅳ龄级后衰退，Ⅳ龄级后植株存活数量增加是种群稳定增长之重要基础。

种群生存力分析表明，贵州红山茶种群存活曲线趋近于 Deevey-II 型，种群前期（Ⅰ～Ⅳ龄级）死亡率较低且走势平稳上升，在第Ⅳ龄级时 $S_{(x)}=F_{(x)}$ ，种群达到相对稳定状态，随之后很快进入衰退状态，呈现出“Ⅳ龄级前增长—Ⅳ龄级后衰退”的态势。其可能的原因是：（1）Ⅳ龄级后的植株个体偏大、维持其生命活动的营养物质需求增加，但生境提供给植物营养物质的不充分或在植物种间生存竞争的加剧，加快了种群的衰退速度（方顺清等，2004）；（2）贵州红山茶植株生长到Ⅳ龄级以后，在应用栽培观赏和经济林木开发利用方面的价值日益凸显，其中龄和大龄树种遭掠夺性采集现象严重，在调查中发现了老树植株有受到病虫害侵蚀的现象，部分植株基部遭到虫蚁啃食后倒下枯死，或发生生理病变死亡，为此表现出贵州红山茶种群植株死亡率大幅度攀升。在种群生存力分析中，贵州红山茶前期生存率曲线下降速度和累计死亡率曲线增幅均高于后期，前期幼苗和低龄植株抗干扰能力低，资源竞争力弱，因而存活时间短，而经过环境筛选的大树或高龄植株不仅占有一定的生存空间，且积储了抗逆能力及适应生存策略，表现出较长存活时间。时间序列预测显示，贵州红山茶种群在经历 4、6、8、10 的径级时间后均呈现出增长状态，且主要是中老年植株数量的增加，说明在未来预测时间内，贵州红山茶种群扩大及其数量增加主要表现在成年植株，Ⅳ龄级后植株存活数量增加是种群稳定增长之重要基础。

4.3 贵州红山茶植物资源的有效保护与合理开发利用具有现实意义。

植物种质资源是一个国家或地区所倚重的重要战略资源，特有植物主要是基于物种起源和散布障碍而形成的，是区域特色植物资源的重要特征表现（邹天才，2002），贵州红山茶是区域性特有的稀有濒危植物（覃海宁等，2017a、2017b；邹天才等，2021），保护利用其植物种质资源具有现实意义。调查发现贵州红山茶分布区具有一定数量的实生苗，在一定程度上保证了物种的延续，但生境中林间空隙小，幼苗生长发育困难，存活时间短。生境资源及空间有限性导致种内种间生存竞争加剧，加之人类利益驱动采伐活动的影响，致使其种群成年植株死亡率上升。就其生态习性而言，贵州红山茶分布区气候温暖湿润，斑块状闭塞地形为贵州红山茶的生长发育提供了有利条件，又由于贵州红山茶种子属于大粒种子，靠种子重力传播为主，传播距离有限，分布区内地势高低起伏大，高度的生境异质性在很大程度上限制了贵州红山茶的种群扩散，种群在成长过程中受到环境筛选以及人为干扰等因素的限制而散布困难，自然分布区狭窄，依然存在着保护力量不足和物种趋于濒危的危险（邹天才等，2021）。为此建议，一是深入开展贵州红山茶植物资源及其分布区生态环境本底调查和生态环境评价，以有效保护与合理利用贵州红山茶植物资源及其森林植物多样性为目标，合理区划和科学规划，编制和提出建立贵州九龙山省级自然保护区的建议，在加强就地保护和改善

生态环境的基础上,适当进行人工育苗回归返林以增加种群个体数量,加快其种群更新进程,维持贵州红山茶植物生态系统及其生物多样性资源培育与可持续利用;二是把保护和利用有机地结合起来,在有效保护基础上开发利用植物资源,加强贵州红山茶植物种质创新利用科学研究,解决种苗繁育产业化技术难关及配套应用栽培生产实际问题,为培育观赏山茶植物新品种和油用山茶植物育种新材料注入优良种质,为生态环境建设和经济社会高质量发展提供科技支撑服务;以转化区域性特有植物种质资源特色优势为经济社会可持续发展的竞争优势和现实效益。

参考文献

- AN MT, 2005. Present status of the natural resource of *Camellias* in Guizhou Province[J]. Guizhou For Sci Technol, 33(2): 26-29. [安明态, 2005. 贵州自然分布山茶属植物的资源现状[J]. 贵州林业科技, 33(2): 26-29.]
- CAI F, SONG YC, 1997. A study on the structure and dynamics of *Schima Superba* population on Wuyi mountain[J]. J Plant Ecol, 21(2):138-148. [蔡飞, 宋永昌, 1997: 武夷山木荷种群结构和动态的研究[J]. 植物生态学报, 21(2): 138-148.]
- CHEN XD, 1998. A study on the method of quantitative analysis for plant population and community structural dynamics[J]. Acta Ecol Sin, 18(2): 104-107. [陈晓德, 1998. 植物种群与群落结构动态量化分析方法研究[J]. 生态学报, 18(2): 104-107.]
- FANG SQ, YAN JF, WENG Q, et al., 2004. Population ecological status quo and protection study on *Shaniodendron subaequale* M. B. Deng, H. T. Wei in Longchi Mountain Reserve in Yixing[J]. J Jiangsu For Sci Technol, 31(2): 4-5. [方顺清, 颜建法, 翁琴, 等, 2004. 宜兴龙池山自然保护区银缕梅种群生态现状及保护研究[J]. 江苏林业科技, 31(2): 4-5.]
- FEGN SY, 1982. Survival analysis (I) [J]. Math Prac Theory, (3): 72-80. [冯士雍, 1982. 生存分析 (I) [J]. 数学的实践与认识, (3): 72-80.]
- FROST I, RYDIN H, 2000, Spatial pattern and size distribution of the animal-dispersed *Quercus rubur* in two spruce-dominated forests[J]. Ecoscience, 7(1): 38-44.
- HAN L, WANG JQ, WANG HZ, et al., 2014. The population structure and dynamics of *Populus euphratica* at the upper reaches of the Tarim River[J]. Acta Ecol Sin, 34(16): 4640-4651. [韩路, 王家强, 王海珍, 等, 2014. 塔里木河上游胡杨种群结构与动态[J]. 生态学报, 34(16): 4640-4651.]
- HETT JM, LOUCKS OI, 1967. Age structure models of balsam fir and eastern hemlock[J]. J Ecol, 64(3): 1029-1044.
- HU GP, WANG GP, HAN TS, et al., 2013. Study on the cutting propagation experiment on endemic to Guizhou *Camellia kweichowensis* Chang[J]. Anhui Agric Sci, 41(15): 6631-6633. [胡光平, 王桂萍, 韩堂松, 等, 2013. 贵州特有种贵州红山茶扦插繁殖研究[J]. 安徽农业科学, 41(15): 6631-6633.]
- JIANG H, 1992. *Picea asperata* population ecology[M]. Beijing. China Forestry Press: 11-12. [江洪, 1992. 云杉种群生态学[M]. 北京: 中国林业出版社: 11-12.]
- JIANG ZM, HE ZS, SU H, et al., 2018. Population structure and dynamic characteristics of endangered *Syringa pinnatifolia* Hemsley[J]. Acta Ecol Sin, 38(7): 2471-2480. [姜在民, 和子森, 宿昊, 等, 2018. 濒危植物羽叶丁香种群结构与动态特征[J]. 生态学报, 38(7):2471-2480.]
- LI XK, SU ZM, XING WS, et al., 2002. Study on the structure and spatial pattern of the endangered plant population of *Abies yuanbaoshanensis*[J]. Acta Ecol Sin, 22 (12) :227-234. [李先琨, 苏宗明, 向悟生, 等, 2002. 濒危植物元宝山冷杉种群结构与分布格局[J]. 生态学报, 22 (12) : 227-234.]
- LI YL. 2017, Study on the population ecology of *Camellia sinensis* var. *assamaca* in Hainan Island[D]. Haikou: Hainan University. [李苑菱. 2017, 海南岛野生茶树种群生态学研究[D]. 海口: 海南大学.]
- LIU HY, WANG JW, HONG J, et al., 2018. Contents of amino acids and fatty acids in seeds of five wild

- Camellia* species in Guizhou plateau (IIID 10 d) [J]. Guihaia, 38(2): 169-179. [刘海燕, 汪建文, 洪江, 等, 2018. 贵州五种野山茶种子氨基酸及脂肪酸成分含量的研究[J]. 广西植物, 38(2): 169-179.]
- LIU HY, YANG NK, ZOU TC, et al., 2016. Population structure and dynamics of the endemic plant *Acer guizhouense* in Guizhou Province[J]. Guihaia, 36(5): 548-556. [刘海燕, 杨乃坤, 邹天才, 等, 2016. 贵州特有植物贵州槭的种群结构及动态研究[J]. 广西植物, 36(5): 548-556.]
- LUO X, GUO QJ, YAO L, et al., 2021. Characteristics of natural population structure of endangered plant *Liriodendron chinense*[J]. J Centr S Univ For Technol, 41(7): 115-123. 罗西, 郭秋菊, 姚兰, 等, 2021. 濒危植物鹅掌楸的天然种群结构特征[J]. 中南林业科技大学学报, 41(7): 115-123.
- QIN HN, ZHAO LN. 2017a, Evaluating the threat status of higher plants in China[J]. Biodivers Sci, 25(7): 689-695. [覃海宁, 赵莉娜. 2017a, 中国高等植物濒危状况评估[J]. 生物多样性, 25 (7): 689-695.]
- QIN HN, ZHAO LN, YU SX, et al. 2017b, Evaluating the endangerment status of China's angiosperms through the red list assessment[J]. Biodivers Sci, 25(7): 745-757. [覃海宁, 赵莉娜, 于胜祥等. 2017b, 中国被子植物濒危等级的评估[J]. 生物多样性, 25(7): 745-757.]
- KABACOFF RI, 2016. R in action[M]. Beijing: Posts & Telecom Press. [KABACOFF RI, 2016. R 语言实战[M]. 北京: 人民邮电出版社.]
- TA F, HUANG DL, LIU XD, et al., 2021. Quantitative dynamics of *Picea crassifolia* population in Dayekou basin of Qilian Mountains[J/OL]. Acta Ecol Sin, 41(17): 1-12. [拓锋, 黄冬柳, 刘贤德, 等, 2021. https://kns.cnki.net/kcms/detail/detail.aspx?dbcode=CJFD&dbname=CJFDLAST2021&filename=STXB202117016&uniplatform=NZKPT&v=mAyKE0i2yY3A_-tWB4090qTKLvIU08Bv37wLMuVrBUQrZZxF8b2C1UkEgaWviejc 祁连山大野口流域青海云杉种群数量动态[J/OL]. 生态学报, 41(17): 1-12. https://kns.cnki.net/kcms/detail/detail.aspx?dbcode=CJFD&dbname=CJFDLAST2021&filename=STXB202117016&uniplatform=NZKPT&v=mAyKE0i2yY3A_-tWB4090qTKLvIU08Bv37wLMuVrBUQrZZxF8b2C1UkEgaWviejc]
- WANG YT, HUANG ZH, WANG J, et al., 2021. The population structure and dynamic characteristics of *Phellodendron amurense* in Yanshan mountains[J]. Acta Ecol Sin, 41(7): 2826-2834. [王泳腾, 黄治昊, 王俊, 等, 2021. 燕山山脉黄檗种群结构与动态特征[J]. 生态学报, 41(7): 2826-2834.]
- WANG F, CAO XW, LIU JQ, et al., 2022. Structure and quantity characteristics of three secondary forests on the eastern margin of the Qinghai-Tibet Plateau[J/OL]. J NW Scitech Univ Agric For(Nat Sci Ed), (7): 2-12. https://kns.cnki.net/kcms/detail/detail.aspx?dbcode=CAPJ&dbname=CAPJLAST&filename=XBNY20220107007&uniplatform=NZKPT&v=U7efZxBmFVBf3Uo41YkfgjV_YYrpDgqJyYM4i4-QRZ9GQPMRYsdD1RST8hoydydgl [王飞, 曹秀文, 刘锦乾, 等, 2022. 青藏高原东缘 3 种次生林优势种的种群结构与数量动态 [J/OL]. 西北农林科技大学学报 (自然科学版), (7): 2-12. https://kns.cnki.net/kcms/detail/detail.aspx?dbcode=CAPJ&dbname=CAPJLAST&filename=XBNY20220107007&uniplatform=NZKPT&v=U7efZxBmFVBf3Uo41YkfgjV_YYrpDgqJyYM4i4-QRZ9GQPMRYsdD1RST8hoydydgl]
- WU CZ, HONG W, XIE JS, et al., 2000. Life table analysis of *Tsuga longibracteata* population[J]. Chin J Appl Ecol, 11(3): 333-336. [吴承祯, 洪伟, 谢金寿, 等, 2000. 珍稀濒危植物长苞铁杉种群生命表分析[J]. 应用生态学报, 11(3): 333-336.]
- WU ZY, SUN H, ZHOU ZK, et al., 2010. Floristics of seed plants from Chiina[M]. Beijing: Science Pres. [吴征镒, 孙航, 周浙昆等, 2010. 中国种子植物区系地理[M]. 北京: 科学出版社.]
- YING JS, CHEN ML, 2011. Plant Geography of China[M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishing. [应俊生, 陈梦玲, 2011. 中国植物地理[M]. 上海: 上海科学技术出版社.]
- YANG C, 2008. Ecology (2nd ed) [M]. Higher Education Press: 124-125. [杨持, 2008. 生态学 (第二

版) [M]. 高等教育出版社: 124-125.]

ZHAO JH, YE YQ, SUN XD, et al., 2022. Population dynamic and spatial distribution of the rare and endangered plant *Tsuga chinensis* var *tchekiangensis* in Wuyishan, Jiangxi Province[J]. Acta Ecol Sin, (10):1-9. [赵家豪, 叶钰倩, 孙晓丹, 等, 2022. 江西武夷山珍稀濒危植物南方铁杉种群动态与空间分布[J]. 生态学报, (10):1-9.]

ZHANG WH, WANG YP, KANG YX, et al., 2004. Age structure and time sequence prediction of populations of an endangered plant, *Larix potaninii* var. *chinensis*[J]. Biodivers Sci, (3): 361-369. [张文辉, 王延平, 康永祥, 等, 2004. 濒危植物太白红杉种群年龄结构及其时间序列预测分析[J]. 生物多样性, (3): 361-369.]

ZHANG HD, 1981. Thea-a section of beverage tea-trees of the genus *Camellia*[J]. J Sun Yatsen Uni: Nat Sci Ed, (1): 89-101. [张宏达, 1981. 茶树的系统分类[J]. 中山大学学报(自然科学版), (1): 89-101.]

ZHANG HD, REN SX, 1998. Chinese flora Vol. [M]. Beijing: Science Press, 49: 63-65. [张宏达, 任善湘, 1998. 中国植物志, 北京: 科学出版社, 49: 63-65.]

ZHANG HH, BAN PY, 2007. Geographical distribution of *Camellia* in Guizhou and its development and utilization[J]. Guizhou Sci, (1): 68-72. [张华海, 班平原, 2007. 贵州山茶属植物地理分布及开发利用[J]. 贵州科学, (1): 68-72.]

ZHANG YF, LI DW, WANG M, et al., 2015. Population structure and dynamics of *Juniperus rigida* in different regions of loess plateau[J]. Sci Sil Sin, 51(2):1-10. [张亚芳, 李登武, 王梅, 等, 2015. 黄土高原不同地区杜松种群结构与动态[J]. 林业科学, 51(2) : 1-10.]

ZHU Q, AI XR, YAO L, et al., 2019. Structure and dynamics of *Carpinus fargesiana* population in Southwest Hubei province[J]. J Centr S Univ For Technol, 39(8): 93-100. [朱强, 艾训儒, 姚兰, 等, 2019. 鄂西南川陕鹅耳枥种群结构与动态[J]. 中南林业科技大学学报, 39(8): 93-100.]

ZOU TC, 2001. Study on germ plasma resources and utilization evaluation for Guizhou endemic spermatophyte[J]. Sci Sil Sin, 37(3): 46-57. [邹天才, 2001. 贵州特有种子植物种质资源与利用评价研究[J]. 林业科学, 37(3): 46-57.]

ZOU TC, 2002. Inquire into species origin of *Camellia Luteoflora* Y. K. Li, an endemic species in Guizhou[J]. J Guizhou Univ (Nat Sci Ed), 20(1): 6-10. [邹天才, 2002. 贵州特有植物小黄花茶的物种起源探讨[J]. 贵州师范大学学报(自然科学版), 20(1): 6-10.]

ZOU TC, LI YY, HONG J. et al, 2021. Species diversity conservation and utilization of Guizhou rare and endangered spermatophyta[J]. Guihaia, 41(10): 1699-1706. [邹天才, 李媛媛, 洪江, 等, 2021. 贵州稀有濒危种子植物物种多样性保护与利用的研究[J]. 广西植物, 41(10): 1699-1706.]